

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/241040363>

Funktion und entwicklung der fl^ogel der federmotten (Lepidoptera, Pterophoridae)

Article in *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* · June 1974

DOI: 10.1007/BF00374213

CITATIONS

5

READS

102

1 author:



Lutz Thilo Wasserthal

Friedrich-Alexander-University of Erlangen-Nürnberg

59 PUBLICATIONS 1,501 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Circulation and respiratory gas exchange in insects [View project](#)



Interaction of long-tongued hawkmoths and long-spurred flowers and predators [View project](#)

Funktion und Entwicklung der Flügel der Federmotten (Lepidoptera, Pterophoridae)*

Lutz Thilo Wasserthal

Lehrstuhl für spezielle Zoologie der Ruhr-Universität Bochum

Eingegangen am 9. November 1973

Function and Development of the Wings in Plume Moths (Lepidoptera, Pterophoridae)

Summary. Wing structure in Pterophorids with normal and lobed wings is analyzed with reference to resting and flight behaviour evoked by predator induced stimuli and related to the resting position of the wings, the modes of wing folding, wing marking and typical biotopes.

The resting position and folding of the wings in Pterophorids are basically different from those in other moths, as is shown by comparison with *Ephestia* (Pyralidae) and a noctuid moth. Folding of the wings is a precondition for the development of the family-specific scent scales on the veins on the underside of the hind wings.

On the basis of comparative morphology it seems likely that the structure of lobed wings derives from wing folding. The different venation of the plumate lobes indicates that folding has led to cleft wings on two independent occasions.

Wing folding is more pronounced in species that live in sparsely vegetated areas. In species indigeneous to areas of abundant vegetation, forewings are generally no longer foldable. Folding of the hind wings, however, is always at least partly realized in these species, as a protection against volatility for the scent scale area. The absence of folding in the forewings is generally associated with conspicuous disruptive pattern. Adaptive coloration is strictly confined to parts that are exposed while the insect is in the resting position.

The trend towards wing lobation has continued independently of signs of folding. Economy of material and energy is suggested as the main reason, as the investigation by Norberg (1972) has shown no special flight characteristics. There is no correlation between phyletic time of origin of lobes and depth of fissures.

The Pterophorids are able to give different responses to mechanical stimuli according to mode and intensity; slight tactile stimuli evoke immediate flight, while agitation induces apparently passive immobility characterized in fact by active clinging and balancing.

Outstretched wings and hindlegs combined with constant readiness to react to tactile stimuli characterize the Pterophorids as quick starters, while rolled or folded wings, concealment coloration and stubborn maintenance of the resting position characterize them as phytomimetic creatures. Thus their appearance can be interpreted as a compromise of protective adaptation evolved to avoid two different groups of predators — arthropods and birds. The development of lobed wings in the pterophorid plume moths can be assumed to be the result of a process influenced by several interacting selective factors.

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung. Der Flügelbau der spreiten- und federflügeligen Pterophoriden wird dargestellt und im Hinblick auf das Ruhe- und Fluchtverhalten gegenüber typischen Feindreizen in Zusammenhang mit der Flügelhaltung, Flügel-Faltungstypen, Tracht und typischen Biotopen untersucht.

Flügelruhehaltung und -faltung der Pterophoriden weichen grundsätzlich von der übrigen Nachtfalter ab, wie ein Vergleich mit *Ephestia* (Pyralidae) und einer Noctuide darlegt. Die Flügel-faltung wird als Voraussetzung für die Herausbildung der familienspezifischen Duftschuppen auf den Adern der Hinterflügel-Unterseite angesehen.

Die Struktur der Federflügel läßt sich vergleichend morphologisch auf die Faltung zurückführen, die nach der unterschiedlichen Anordnung des Geäders zweimal unabhängig voneinander zur Aufspaltung der Flügel geführt hat.

Die Flügel-faltung ist stärker ausgeprägt bei Arten, die in schütterer Vegetation leben. Bei Arten aus dichterer Vegetation sind zumeist die Vorderflügel nicht mehr faltbar. Die Hinterflügel-Faltung wird dagegen nie ganz aufgegeben, wahrscheinlich wegen ihrer zusätzlichen Funktion als Verdunstungsschutz für den Drüsen-schuppenbereich. Fehlende Vorderflügel-Faltung ist in der Regel korreliert mit deutlicher optisch zergliedernder Zeichnung. Das Vorkommen einer „Sichtzeichnung“ ist stets streng gebunden an die in der Ruhe exponierten Flächen.

Unabhängig von Anzeichen einer Faltung hat sich der Trend der Federbildung weiterentwickelt. Die Ursache kann in Material- und Energieersparnis gesehen werden, nachdem die Untersuchung von Norberg (1972) keinerlei flugtechnische Anhaltspunkte ergeben hat. Spalttiefen und phylogenetisches Alter der Federbildung sind nicht korreliert.

Die Pterophoriden sind in der Lage, mechanische Reize nach Art und Stärke unterschiedlich zu beantworten; sie reagieren auf leichte Berührungsreize mit sofortiger Flucht, auf Erschütterungen mit scheinbar passivem Sitzenbleiben, das durch Balancier- und Festhalteaktivitäten gekennzeichnet ist.

Abstehende Flügel und Hinterbeine, gepaart mit stets vorhandener Fluchtbereitschaft bei Berührungsreizen, charakterisieren die Pterophoriden als Schnellstarter, eingerollte bzw. gefaltete Flügel, Tarnfärbung und „stures“ Ruheverhalten bei Erschütterungen als phytomimetisch. Ihre Gestalt läßt sich somit als Kompromiß aus Schutzanpassungen gegenüber zweierlei Räubergruppen — Arthropoden bzw. Singvögeln — erklären. Die Entstehung der Federflügligkeit kann als Ergebnis eines Prozesses erklärt werden, der von mehreren ineinandergreifenden Selektionsfaktoren beeinflusst wurde.

A. Einleitung

Die Mehrzahl der Pterophoriden zeichnet sich durch in Einzelfedern aufgespaltene Flügel aus. Diese auffällige Struktur verlangt eine Erklärung. Bieten Federflügel einen Vorteil gegenüber ungespaltenen? Wie verlief die Evolution dieser relativ komplizierten Struktur?

Die Vorstellung, daß Federflügel (= „Spaltflügel“) flugtechnisch eine besondere Bedeutung haben könnten, ist verlockend. Norberg (1972), der an *Alucita*, *Platyptilia* und *Stenoptilia* sowie *Orneodes* die Flugeigenschaften der Federflügel mittels Stroboskop-Photographie und Film untersuchte, konnte jedoch gegenüber konventionell beflügelten Lepidopteren dieser Größenordnung keine grundsätzlichen Unterschiede feststellen. Fransen und Spreite bilden stets eine geschlossene Fläche. Die

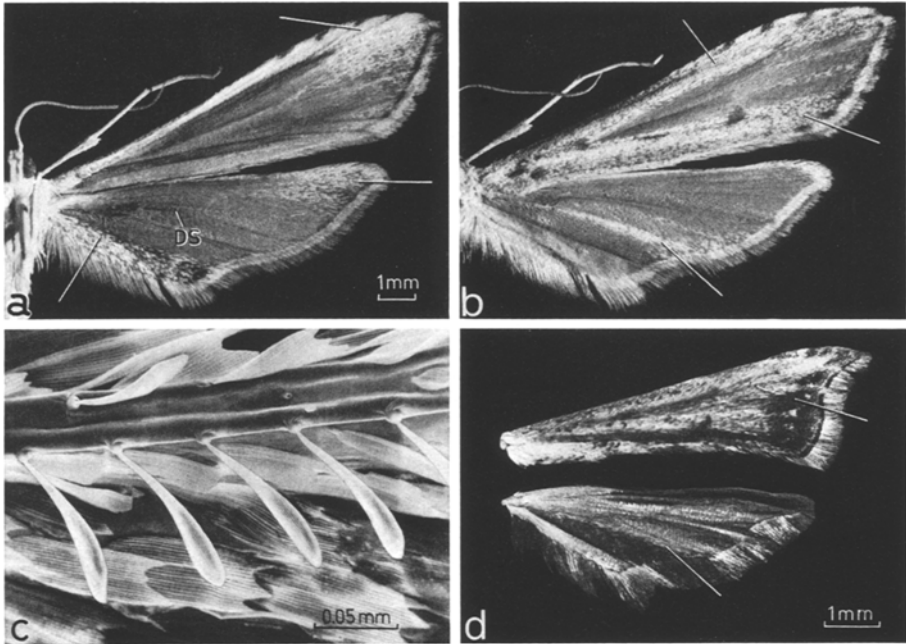


Abb. 1 a—d. Spreitenflügel der Agdistinae und Ochyroticinae. a—c *Agdistis paralia*; a Verteilung von gemusterter und atelisch gefärbter Flügelfläche der Flügel-Unterseite, b der Flügel-Oberseite, c keulenförmige Duftschuppen auf der Unterseite der Hinterflügel-Ader m_3 , REM-Aufnahme. d *Ochyrotica concursa*, Vorderflügel-Oberseite ohne atelisch gefärbte Bereiche. Pfeile weisen auf Sichtzeichnung. DS Duftschuppen

Fransen lassen sich von den Luftkräften nicht abwinkeln. Die Falter verwenden die Federn nicht wie einzelne Ruder, die nach dem Widerstandsprinzip arbeiten, sondern nutzen in stärkerem Maße Auftriebskräfte. Nachdem nun diese Analyse des Pterophoriden-Fluges keine funktionelle Deutung der Federstrukturen ermöglicht, werden in der vorliegenden Untersuchung besonders die Funktionen berücksichtigt, die ein Flügel am nicht fliegenden Tier erfüllen muß.

Neben den typischen Federmotten mit den auffälligen Spaltflügeln gibt es innerhalb der Pterophoriden Formen mit konventionellen Flächenflügeln, die Arten der Gattungen *Agdistis* und *Ochyrotica* (Abb. 1 und 5 a). Ihre Zugehörigkeit zu den Pterophoridae ist eindeutig, denn sie besitzen die für die Familie in beiden Geschlechtern charakteristischen keuligen Duftschuppen an der Hinterflügel-Unterseite (Freiling, 1909; Meyrick, 1910) (Abb. 1 c).

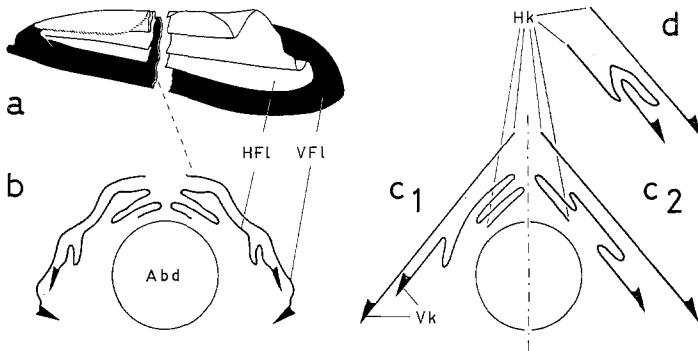


Abb. 2a—d. Hinterflügel-Faltung ruhender Nachtfalter. a—c₁ *Ephesia kuehniella* Z., Pyralidae; a rechter Vorder- und Hinterflügel von unten, b Falter in Höhe der vorderen Abdominalsegmente quer geschnitten bei dachförmig an den Körper angelegten Flügeln, c desgleichen, schematisiert entsprechend der Darstellungsweise von Oudemans (1903) in c₂: *Agrotis*, Noctuidae, rechte Flügel- und Körperhälfte, quer. d *Stenoptilia*, Pterophoridae: rechte Flügel basal quer, in gleicher Ausrichtung und Schematisierung wie c₂. Abd Abdomen, HFL Hinterflügel, Hk Hinterkante, VFL Vorderflügel, Vk Vorderkante

Die Nachtfalter, zu denen die Pterophoriden gehören, klappen generell während der Ruhe die Flügel nach hinten und legen sie mehr oder weniger dachartig und eng an das Abdomen an. Dabei werden die — in der Regel breiteren — Hinterflügel mehrfach längs gefaltet (Abb. 2a—c) und liegen so zwischen Vorderflügeln und Abdomen. Allein die Oberseite der Vorderflügel bleibt sichtbar. Die Flügelspitzen berühren dabei oft das Substrat. Diese Flügelhaltung gewährleistet eine starke Verminderung der Angriffsfläche. Bei den Pterophoriden stehen die Flügel, statt den Körper zu bedecken und für das Laufen eine optimale Position einzunehmen, seitlich ab (alle Federflügler) oder ragen sogar nach vorn über den Kopf hinaus (*Agdistis*; Janmouille, 1939) und vergrößern dadurch noch die Körpermaße erheblich (Abb. 5a—f). Mit derart in der Ruhe frei abgestellten Flügeln wird das Prinzip des Nicht-Exponierens von Körperanhängen durchbrochen. Dennoch ruhen alle Pterophoriden nicht in unzugänglichen Schlupfwinkeln, sondern frei in der Vegetation. Was „erlaubt“ ihnen, die Flügel derart unkonventionell exponiert zu halten, und könnte diese Haltung einen Vorteil bieten? Auch die Faltung der Hinterflügel erfolgt von den meisten Nachtfaltern in verschiedener Weise. Wird bei diesen der ganze Anateil normalerweise so umgeschlagen, daß die Hinterkante in die gleiche Richtung wie die Vorderkante zeigt (Abb. 2a—c), so falten alle Pterophoriden nur den Bereich zwischen den Adern cup und cua in entsprechender Weise, der eigentliche Anateil zeigt jedoch mit seiner Hinterkante nach hinten (Abb. 2d). Besteht

zwischen ihrer abweichender Flügelhaltung und -faltung ein Zusammenhang? Zur Klärung dieser Fragen wurden Flügelhaltung, -faltung und -färbung untersucht und in Beziehung gesetzt zu Verhalten und Lebensraum.

B. Material und Methode

Die Beobachtungen wurden in zumeist mehrmonatigen Freilandaufenthalten von 1964—1972 im südeuropäischen Mittelmeergebiet und den Alpen gemacht, wo sich noch genügend relativ ungestörte Biotope finden ließen. Zusätzlich stand mir Material aus dem British Museum, London, zur Verfügung, das in den Tabellen 1—3 gekennzeichnet ist. Zur Analyse der Ruhehaltung der Falter wurden Elektronenblitz-Aufnahmen hergestellt. Die Beobachtungen des Feindschutz-Verhaltens wurden mit Hilfe von Schmalfilmszenen (16 mm bei 64 B/sec) vertieft und abgesichert. Die Untersuchung der Flügelfaltung erfolgte an Flügelquerschnitten von gefriergetrockneten Faltern, die total in Celloidin eingebettet wurden, um ein Entfalten der Flügel zu vermeiden. Zur Klärung des Aderverlaufs wurden die Flügel einzeln in Zeiss Phasenkontrast-Einbettungsmittel L 15 eingebettet und mit Interferenz-Kontrastmikroskopen (Nomarsky und Smith) betrachtet.

C. Ergebnisse

I. Die Rollflügel der *Agdistinae*

1. Faltung und Tracht

Die im wahrsten Sinne des Wortes „verwickelte“ Ineinanderfaltung von Vorder- und Hinterflügel bei den *Agdistinae* zeigen Abb. 3 und 4. An den Querschnitten (Abb. 4a) läßt sich erkennen, daß der Analteil des Hinterflügels die Vorderflügel-Vorderkante verdeckt, wobei seine Unterseite nach außen gekehrt ist. Der Faltung entsprechend sind alle während der Rollung außen sichtbaren Flügelflächen mit Sichtzeichnung versehen (Abb. 1a und b). Diese Sichtzeichnung wird gebildet durch grauweiße und dunkelbraune Schuppen, die durcheinander angeordnet sind und durch ihre gleichmäßige Verteilung eine einheitliche Graufärbung ergeben, die wie „bereift“ wirkt. An wenigen Stellen sind die dunkelbraunen Schuppen zu kleinen Flecken angereichert. Besonders eindrucksvoll wirkt diese Zeichnung auf der Unterseite der Analfläche, die genau an der Knickkante aufhört, wo der Hinterflügel vom Vorderflügel verdeckt wird. Umgekehrt sind alle Flächen, wie der Bereich der Oberseite des Vorderflügels(!), der in der Ruhe kerbenartig eingefaltet ist (Abb. 4, F), atelisch monoton grau beschuppt. Obwohl die Sichtzeichnung für das menschliche Auge nur wenig von der atelischen Flügelfärbung abweicht, tragen alle noch so kleinen Flächen, die in der Ruhe nach außen weisen, die unter der Lupe sehr deutlich sich abhebende Beschuppung. Die Konsequenz, mit der diese Sichtzeichnung herausselektioniert wurde, macht deutlich, welche Bedeutung sie für ihren Besitzer haben muß und wie außerordentlich unwahrscheinlich es sein

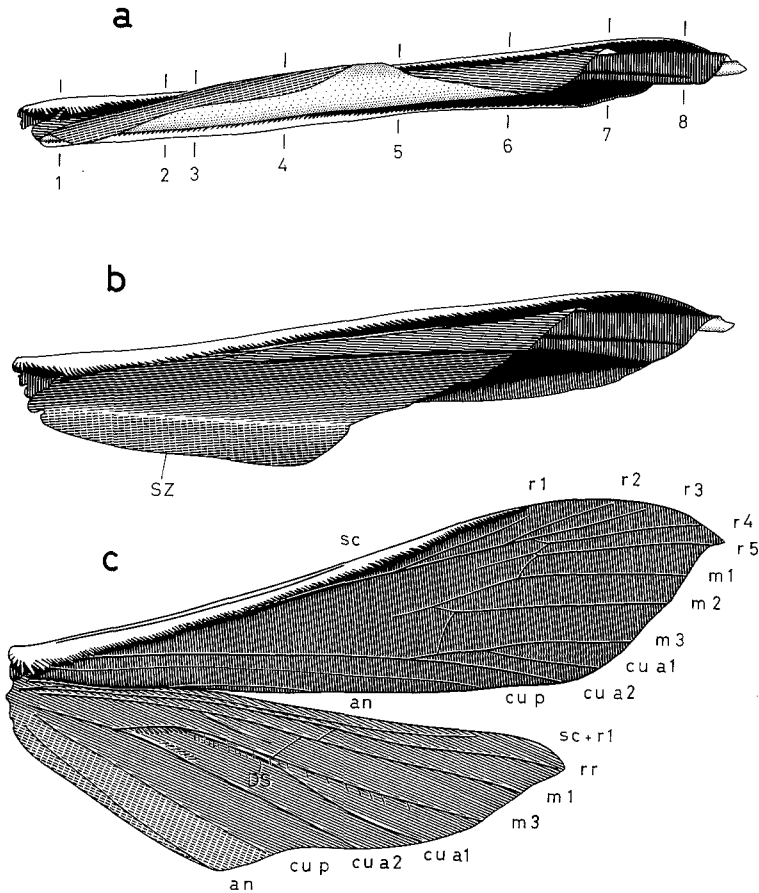


Abb. 3a—c. Flügelrollung der Agdistinae. *Agdistis adactyla*, linker Flügel, Unterseite, Randfransen fortgelassen. a zusammengerollt, b halb entrollt, c voll entfaltet. *DS* Duftschuppen, *SZ* einfarbige Sichtzeichnung; 1—8 zeigt die Lage der in Abb. 4a dargestellten Querschnitte

dürfte, an exponierten Flügeloberflächen von Lepidopteren überhaupt atelische Färbungen und Musterungen vorzufinden.

Durch die enge Rollung von Vorder- und Hinterflügeln wird die Außeneinflüssen ausgesetzte Flügelfläche bedeutend verkleinert. Die Duftschuppen ragen während der Ruhe dadurch in einen abgeschlossenen röhrenförmigen Hohlraum. Die Flügel verlängern den stabförmigen Körper wie abgebrochene Seitenästchen. Die phytomimetrische Gesamtwirkung dieser Tracht ist offensichtlich.

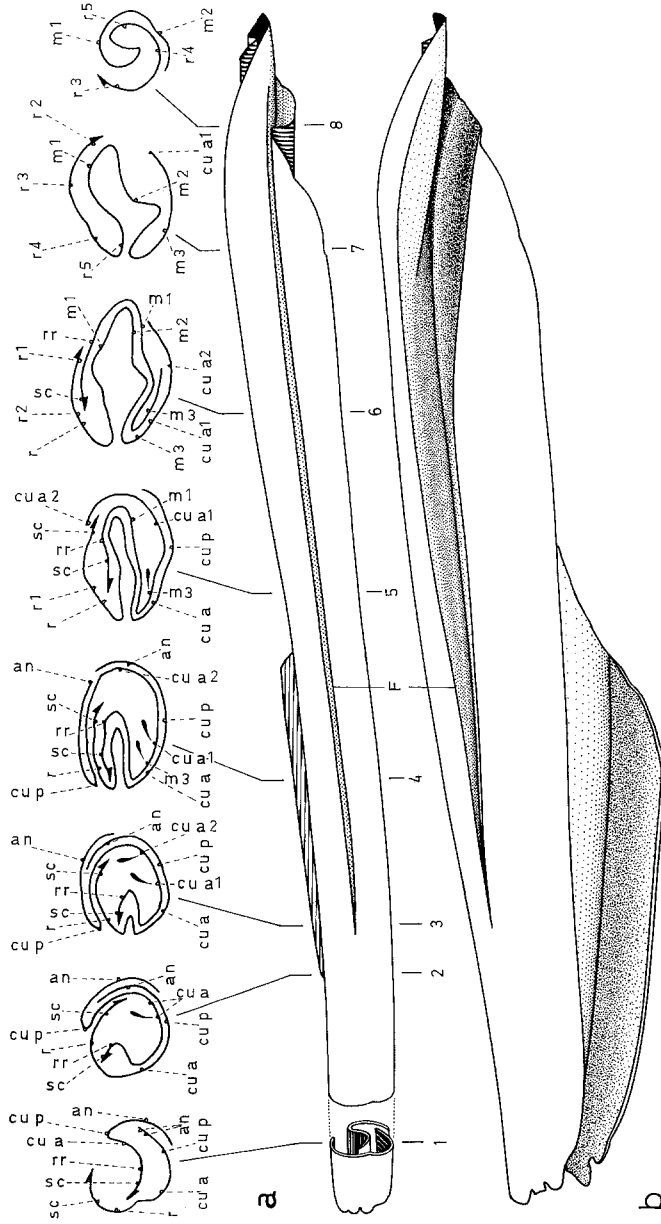


Abb. 4 a u. b. Flügelrollung der Agdistinae. *Agdistis adactyla*: rechter Flügel, Oberseite. a zusammengerollt mit Querschnitten 1—8, b halb entrollt. F kerbenartige Falte ohne Sichtzeichnung (vgl. Abb. 1 b)

2. Verhalten

Inwieweit entspricht nun das Verhalten dieser Tracht? Wann, wie und wo ruhen diese lebenden kleinen Astgabeln? Alle *Agdistis*-Arten leben in deckungsarmen, steppenartigen Biotopen mit schütterer und niedriger Vegetation, z. B. in Salzsteppen oder auf Trockenrasen. Die untersuchten Agdistinae ruhen tagsüber vorwiegend an Stengeln, Blättern und zwischen den Blütenständen ihrer Wirtspflanzen (*Statice*, *Tamarix*, *Artemisia* u. a.). Auch während des abendlichen Schwärmens entfernen sie sich selten weiter von ihren Wirtspflanzen. Die ruhenden Tiere hängen an ihren zwei vorderen Beinpaaren, den Rücken schräg abwärts gewandt. Mit der Abdomenspitze stemmt sich das Tier gegen die Pflanze, wobei die über die Abdomenspitze hinausragenden Hinterbeine zusätzlichen Halt geben (Abb. 5a). Oft jedoch, besonders nach Beunruhigung, hängt der Hinterleib frei mit parallel anliegenden Hinterbeinen. In dieser Position können die Falter leicht vom Winde „passiv“ um die Achse des Stengels wie eine Wetterfahne bewegt werden.

Wie verhalten sich diese Tiere gegenüber mechanischen Reizen, die von Singvögeln ausgehen, wie wiederholten Erschütterungen ihrer Unterlage? Die *Agdistis*-Arten beantworten dieses Herumstöbern mit Sitzenbleiben. Dies konnte sowohl im Freiland bei Begegnungen mit Brillengrasmücken beobachtet werden sowie durch nachgeahmte Störungen (ruckartige Stöße gegen die Sitzunterlage der Falter), deren Wirkung gefilmt wurde. Das Verhalten ist also mit der Verbergetracht korreliert, da sich die Tiere optisch orientierten Feinden nicht durch Auffliegen zu erkennen geben.

Im Gegensatz dazu steht das Verhalten der Agdistinae gegenüber räuberischen Arthropoden, bei denen der Geruchssinn eine zusätzliche Rolle spielt, so daß eine Verbergetracht wirkungslos ist. Sie flogen in der Regel bei der leichtesten, unvermittelten Berührung sofort ab, wie es Filmszenen mit Ameisen zeigen, und ließen sich nach nur kurzem Flug über wenige Dezimeter wieder nieder. Eine Flucht kann auch durch entsprechend unvermittelte Berührungsreize von harmlosen Insekten wie Raupen oder durch Kitzeln mit einer Halmspitze ausgelöst werden. Bei starken Erschütterungen versuchten die Falter selbst dann, wenn sie *gleichzeitig* mit einer Halmspitze berührt wurden, sich hartnäckig festzuhalten, wobei gelegentlich sogar die Flügel in Bewegung gesetzt wurden, ohne daß das Tier abflog. Nach jeder Landung wurden die Flügel sofort wieder zusammengerollt. Selbst aufgeschreckte Falter konnten nie mit halbentfalteten Flügeln sitzend beobachtet werden.

Die Flügel der Agdistinae nehmen also niemals die Hab-Acht-Stellung vieler Nachfalter ein, die in Flugstimmung und bei Beunruhigung ihre Flügel deutlich vorgezogen und angehoben halten, um sie aus der Ruhestellung in eine für das Abfliegen günstigere Schlagposition zu

bringen. Das kostet Zeit, die ein schnell reagierender Feind nutzen kann. Die Agdistinae hängen dagegen startbereit in der Vegetation. Da ihre Flügel schräg vorwärts aufgestellt sind, muß bereits der erste Schlag Auftrieb-erzeugend wirken und das Tier von der Unterlage entfernen. Als Zeichen für eine Hab-Acht-Stellung können jedoch abgestellte Antennen und Hinterbeine angesehen werden. Zusätzlich gesichert wird eine reibungslose Flucht bereits durch die Auswahl des Ruheplatzes, wo der nötige Freiraum (Flügelaktionsraum) von den abstehenden Flügeln und langen Beinen ertastet wird, den das Tier beibehält, indem es notfalls seine Sitzposition korrigiert. Eine vergleichbar gezielte Auswahl des Ruheplatzes bei „Kleinschmetterlingen“ wiesen Malcolm u. Hanks (1973) nach.

II. Die Federflügel der *Platyptilinae* und *Pterophorinae*

Die Unterteilung der federflügeligen Pterophoriden in *Platyptilinae* und *Pterophorinae* erfolgt aufgrund der Aderzahl in den beiden letzten Hinterflügel-Federn (Spuler, 1908—1910). Alle Federflügler besitzen durch mehr oder weniger tiefe Spalten unterteilte Flügel. Die Spreitenreste, „Kiele“, sind von Fransenschuppen umsäumt. Die Vorderflügel bestehen aus zwei, die Hinterflügel stets aus drei „Federn“ (Ausnahmen: *Deuterocopus* mit 3 Vorderflügel-Federn und *Heptaloba* mit 4 Vorderflügel-Federn; Abb. 5g). Sie ruhen tagsüber mit eng gefalteten Hinterflügeln, die zudem unter den seitlich abgestellten Vorderflügeln verborgen werden. Nur bei wenigen Gattungen — verteilt auf beide Unterfamilien — werden zusätzlich die Vorderflügel längs gefaltet, so daß die drei Hinterflügel-Federn zwischen erster und zweiter Vorderflügel-Feder wie Seiten zwischen Buchdeckeln aufbewahrt werden (Abb. 5c und e, 6 und 7). Bestehen nun in dieser Gruppe ebenfalls, wie bei den Agdistinae, Eigentümlichkeiten des Ruhe- und Feindschutzverhaltens, die mit der Flügelkonstruktion korreliert sind?

Die im folgenden dargestellten Freilandbefunde sind charakteristische Beispiele. Eine vollständige Aufstellung für alle untersuchten Arten findet sich in den Tabellen 1—3 (Futterpflanzen ergänzt nach Mitterberger, 1911/12; Millière, 1886; Rouast, 1885; Spuler, 1908—1910).

Platyptilinae mit starren Vorderflügeln. Bei den *Platyptilinae* läßt sich innerhalb der Gattungs-Gruppen *Platyptilia* und *Oxyptilus* ein Trend erkennen, die dritte Hinterflügel-Feder nicht völlig unter dem Vorderflügel zu verbergen. In diesen Fällen trägt die herausragende Fransenkante der dritten Hinterflügel-Feder eine Sichtzeichnung aus abwechselnd weißen und dunklen Randschüppchen, die einzeln verstreut oder in Grüppchen zusätzlich zu den Randfransen auftreten und zusammen mit gleichartigen Randschüppchen des Vorderflügel-Hinterrandes die hintere Flügelkontur der ruhenden Tiere optisch auflösen (Abb. 5d

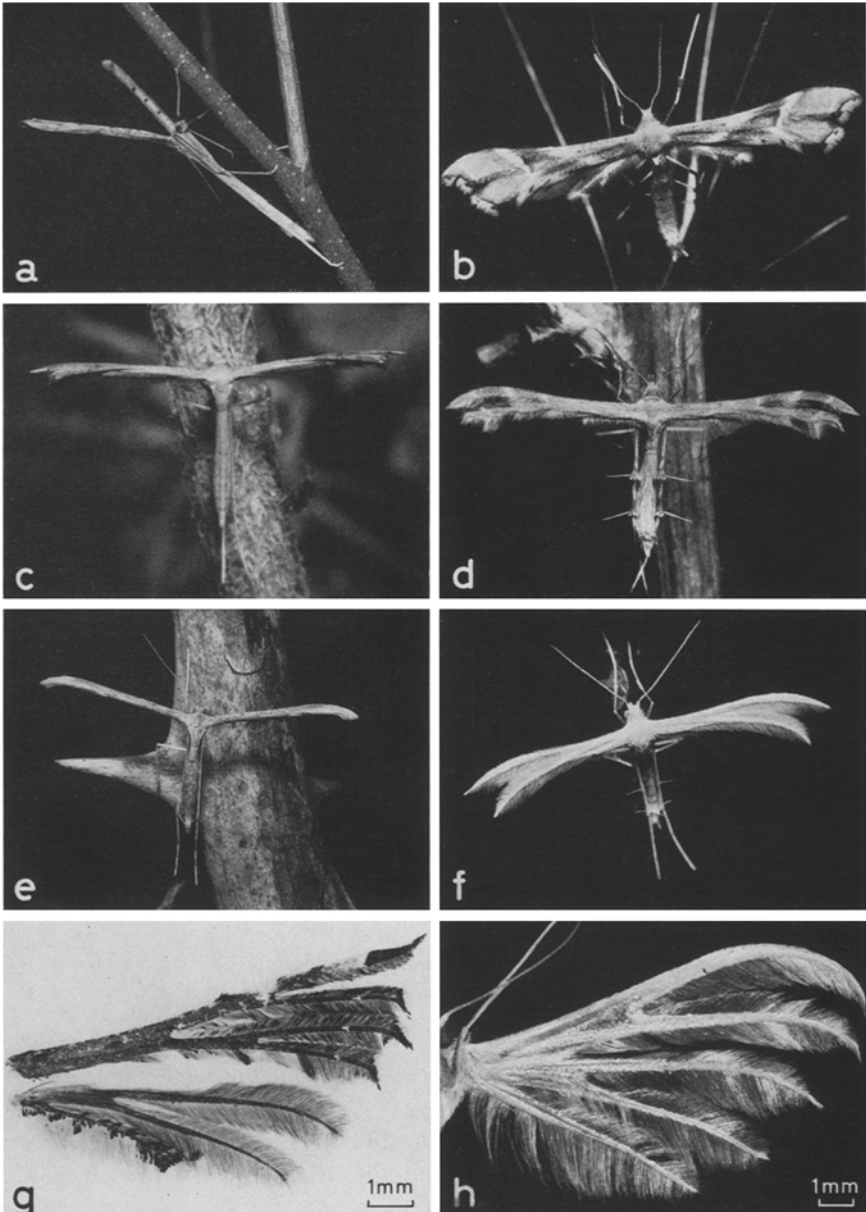


Abb. 5. a—f Typen der Ruhehaltung bei Pterophoriden, Lebendaufnahmen. a *Agdistis benneti*: Rolltypus. b *Eucnaemidophorus rhododactylus*: starre Vorderflügel, dritte Hinterflügel-Feder frei abstehend. c *Stenoptilia zophodactyla*: hintere Vorderflügel-Feder in sich längs gefaltet. d *Crombrugghia distans*: starre Vorder-

und g). Die Vorderflügel-Spreiten tragen in der Regel eine kontrastreiche, optisch zergliedernde Sichtzeichnung.

Die Faltung des Hinterflügels ist bei *Eucnaemidophorus rhododactylus* im Vergleich mit den übrigen Vertretern der Platyptilinae besonders „unvollständig“: In der Ruhe ragt die dritte Hinterflügel-Feder völlig unter dem Vorderflügel hervor. Die markante Sichtzeichnung des Vorderflügels setzt sich auf der ganzen letzten Feder bis in die Hinterrandfransen hinein fort (Abb. 5b). Die Tiere ruhen normalerweise in Rosendickichten, die für Vögel sicher kein geeignetes Jagdgebiet darstellen. Die *E. rhododactylus* dürften, da sie tagsüber unerschütterlich fest ruhen, vor Vogel-Attacken ziemlich sicher sein. Der von Vögeln ausgehende Selektionsdruck zielt also weniger auf Verkleinerung der sichtbaren Flügelfläche, als auf Ausrottung aller flüchtig das schützende Gesträuch verlassenden Falter. Von Ameisen aufgeschreckte *E. rhodod.* fliehen nur sehr kurze Strecken und führen dabei innerhalb des Gesträuches nur kleinräumige Ortsveränderungen durch.

Die nächst mit *E. rhodod.* verwandten und ihm ähnelnden Arten der Gattung *Platyptilia*, bei denen lediglich die hintere Hinterflügel-Fransenkante sichtbar ist, ruhen an Pflanzen, die zwar nicht bewehrt sind, aber meist durch großflächige Blätter guten Sichtschutz bieten (s. Tabelle 1). Die Wirtspflanzen wachsen hauptsächlich in feuchten Biotopen. Die Falter ruhen in der Regel tagsüber fest und lassen sich durch Erschütterungen nur schwer aufstöbern.

Die Biotope und das Verhalten der Vertreter aus der Gattungsgruppe *Oxyptilus* sind sehr unterschiedlich. Die Arten aus feuchteren Biotopen verhalten sich nicht anders als die *Platyptilia*. Einige Arten sind dagegen tagsüber regelmäßig leicht aufzustöbern, und zwar solche, die auf steppenartigen Flächen, z. B. trockenen Weiden, vorkommen. Sie reagieren selbst im Sonnenschein auf Erschütterungen durch Flucht. Durch ihre dunkelbraune, weiß zergliedernde Färbung genießen alle *Oxyptilus* selbst im Fluge eine sehr gute Tarnung (Abb. 5d). Es ist außerordentlich schwer, fliegende *Oxyptilus* bei Tage wahrzunehmen. Ihre Leichtflüchtigkeit steht möglicherweise in Beziehung zum Biotop, von Huftieren begangene und beäste Flächen.

flügel, von dritter Hinterflügel-Feder nur Fransenschuppen sichtbar. e *Pterophorus monodactylus*: Vorderflügel längs des Spaltes geklappt. f *Alucita malacodactyla*: starre Vorderflügel, Hinterflügel völlig darunter verborgen. g u. h Extreme Federflügel-Typen, jeweils rechter Vorder- und Hinterflügel von gespannten Faltern. g *Heptaloba argyriodactyla*: Vorderflügel mit primären und sekundären Spalten, optisch zergliedernde Zeichnung, zwischen den Franssen aller Vorderflügel-Federn und der 2. und 3. Hinterflügel-Feder zusätzliche Randschuppen.

h *Alucita pentadactyla*: tiefe, nur primäre Spalten, uniforme Sichtzeichnung

Tabelle 1. Korrelation zwischen *Flügelform*, *-faltung*, *-tracht*, Verbergewirkung des *Ruheflates* und *Fluchteverhalten* beim Aufstößern der Pterophoriden

Zusammenstellung der europäischen Arten, die wiederholt im Freiland beobachtet werden konnten, und einiger Vertreter der systematisch wichtigsten außereuropäischen Gattungen, die für die morphologische Untersuchung aus Sammlungen zur Verfügung standen (**). u = uniforme, z = optisch zergliedernde, x = undeutliche, xz = wenig zergliedernde Sichtzeichnung; F1, F2, F3 = vordere, mittlere, hintere Flügelfläche bzw. -feder.

Gattung Art (Flügelform s. Abb.-Nr.)	Hinterflügel (in der Ruhe stets gefaltet)		Vorderflügel		Wirtspflanze durch flächige Blätter oder dichten Wachs gute Deckung = *	Biotopt Vegetation offen — dicht +	Flucht- berei- tschaft tagsüber bei Er- schütte- rung deut- lich = +
	Sichtzeichnung auf U-Seite	O-Seite von Sprei- te	in der Ruhe ge- faltet = +	Sichtzeich- nung auf O-Seite von Sprei- te			
<i>Agastis</i> <i>adactyla</i> Hb. (Abb. 8a) <i>satanas</i> Mill. <i>heydeni</i> Z.	F3 u		+	u	Artemisia campestris, Asperula cynanchica	—	
	F3 u		+	u	Scleranthus, Scabiosa	—	
	F3 u		+	u	Atriplex halimus, Lotus angustissimus, Euphorbia spinosa	—	
	F3 u		+	u	Limonium vulgare	—	
<i>benneti</i> Curt. (Abb. 5) <i>paralia</i> Z. <i>tamaricis</i> Z.	F3 u		+	u	Statice	—	
	F3 u		+	u	Tamarix gallica, Myricaria germanica	—	
	F3 u		+	u			
<i>Ochrotica</i> <i>concurva</i> Wals.** (Abb. 1d)	F3 u		?	u	Ipomoea batatas*	?	?

<i>Eucnaemidophorus rhododactylus</i> (Schiff.) (Abb. 5)	F1, F3 z	F3 z	F3 z	z	z	Rosa*	+	
<i>Platyptilia gonodactyla</i> (Schiff.) <i>farfarella</i> Z. <i>nemoralis</i> Z. <i>tesseradactyla</i> (L.) <i>ochrodactyla</i> (Hb.) <i>pallidactyla</i> (Hw.)	F1, F3 u	F3 z	F3 z	z	z	Tussilago*, Petasites*	- +	
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	z	z	Senecio vernalis, viscosus	- +	
	F1, F3 u	F3 u	F3 z	z	z	Senecio nemorensis*	+	
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	z	z	Antennaria dioica, Helichrysum arenarium	-	
	F1, F3 u	F3 u	F3 xz	xz	xz	Tanacetum vulgare*	+	
	F1, F3 u	F3 u	F3 u	u	u	Achillea ptarmica, millefolia	- +	
<i>Amblyptilia acanthodactyla</i> (Hb.) <i>punctidactyla</i> (Hw.)	F1, F3 u	F3 z	F3 z	z	z	Ononis*, Erica*, Vaccinium, Stachys*, Geranium*, u.a.	+	
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	z	z	Stachys*, Aquilegia u.a.	+	
<i>Stenoptilia graphodactyla</i> (Tr.) <i>peliododactyla</i> (Stein) <i>coprodactyla</i> (Staint.) <i>bipunctidactyla</i> (Scop.) <i>zophodactyla</i> (Dup.) (Abb. 5) <i>pterodactyla</i> (L.) (Abb. 8b) <i>miantodactyla</i> Z.	F1, F3 xz	F3 z	F3 z	+	xz	Gentiana lutea*, asclep.*	- +	
	F1, F3 xz	F3 z	F3 z	+	u	Saxifraga granulata	-	
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	u	Gentiana verna	-	+
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	u	Scabiosa, Scutellaria, Galium mollugo	- +	+
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	u	Gentiana germanica, Erythraea centaurium	- +	+
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	u	Veronica chamaedr., Chenopodium album, Atriplex	- +	+
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	?	?	?	?
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	?	?	?	?
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	?	?	?	?
	F1, F3 u	F3 z	F3 z	+	?	?	?	?

Tabelle 2

Gattung Art (Flügelform s. Abb. -Nr.)	Hinterflügel (in der Ruhe stets gefaltet)		Vorderflügel		Wirtspflanze durch flächige Blätter oder dichten Wuchs gute Deckung = *	Biotop Vegetation offen — dicht +	Flucht- bereit- schaft tagsüber bei Er- schütte- rung deut- lich = +
	Sichtzeichnung auf U-Seite	Sprei- te	in der Ruhe gefaltet = +	Siehtzeich- nung auf O-Seite von Sprei- Fran- sen			
<i>Marasmarcha lunaeactyla</i> Hw. <i>fauna</i> Mill.	F1, F3 u F1, F3 u	F3 u F3 u	z xz	z xz	Ononis spinosa*, repens* Ononis rotundifolia, matrix*	— —	+ +
<i>Oxyptilus chrysoactyla</i> Schiff. <i>pilosellae</i> Z. <i>parvidactylus</i> Hw.	F1, F3 z F1, F3 z F1, F3 z	F3 z F3 z F3 z	z z z	z z z	Hieracium umbellat., Pteris hierac. Hieracium pilosellae Hieracium pilosellae	— — +	+ +
<i>Crombrughia distans</i> (Z.) (Abb. 5) <i>laetus</i> (Z.)	F1, F3 z F1, F3 z	F3 xz F3 u	z z	z z	Crepis tectorum, virens, Sonchus Andryala sinuata	— —	+ +
<i>Capparia trichodactyla</i> (Schiff.)	F1, F3 z	F3 z	z	z	Stachys alpina*, Leonurus cardiaca*, Teucrium flavum*	+	+
<i>Sphenarches caffer</i> (Z.)**	F1, F3 x	F3 x	z	z	polyphag wie S. anisodactylus ?	?	?

<i>Buckleria paludum</i> (Z.)	F1, F3 u		z	z	Drosera rotundifolia	-	
<i>Stangeia sicetiota</i> (Z.)	F1, F3 z		z	z	Cistus*	+	
<i>Xyrophila peltastes</i> Meyr.**	F1, F3 x	F3 z	z	z	?	?	?
<i>Deuterocopus socotrana</i> Rbl.**	F1, F3 x	F3 z	z	z	Vitis wie D. albipunctatus ?	?	?
<i>Heptaloba argyrodactylus</i> Walk.** (Abb. 5)	F1, F3 z	F3 x	z	z	?	?	?
<i>Utuca ochracealis</i> Walk.**			+ ?	u	?	?	?
<i>Pterophorus monodactylus</i> (L.) (Abb. 5, 9b)			+	u	Convolvulus arvensis, (sepium*)	- (+)	
<i>Oedaematophorus rogenhoferi</i> Mn.			+	xz	Erigeron alpinus, polymorphus	-	
<i>constantii</i> Rag.			+	u	Inula montana, oculus christi*	-	
<i>Leioptilus scarodactylus</i> (Hb.)			+	u	Hieracium umbellatum, murorum*	- +	
<i>liemiganus</i> (Z.)			+	u	Artemisia vulgaris	-	
<i>tephradactylus</i> Hb.)			+	u	Bellis, Bellidialstrum	-	
<i>pectodactylus</i> (Stgr.)			+	u	Solidago virgaurea*	- +	
<i>ostodactylus</i> (Z.)			+	u	Solidago virgaurea*, Senecio nemorensis*	- +	
<i>carphodactylus</i> (Hb.)	F1, F3 u		+	u	Inula conyza*, Buphthalmum salicifolium	-	+
<i>imulae</i> (Z.)	F1, F3 x		+	u	Inula salicina, britan.*	-	+

Tabelle 3 (Fortsetzung)

<i>Calyciphora</i> <i>nephelodactyla</i> (Ev.) <i>acanthodactyla</i> (Tr.)	F1, F3 u F3 u	F3 x F3 x	u u	z z	Cirsium eriophorum* Jurinea pollichi, cyan.,* Carina vulg., Echinops spinulosus	— —	— —
	F3 u	F3 x	u	z	Echinops*	—	—
<i>homotodactyla</i> Kasy							
<i>Diacrobricha</i> <i>fasciola</i> Z.**	?	?	u		?	?	?

Die einzige europäische Gattung der Platyptilinae mit starren Vorderflügeln, deren Arten keine Fransenzeichnung tragen, ist *Marasmarcha*. Die beobachteten Arten leben auf Trockenrasen und ruhen an ihren Wirtspflanzen (*Ononis*), die entweder durch Dornen oder durch starke Drüsenbehaarung von Weidetieren gemieden werden. Die Falter ließen sich wiederholt bereits im Sonnenschein aufstöbern und im Fluge gut sehen. In allen Fällen traten die Falter in großer Zahl auf. An ihren Wirtspflanzen sitzend sind sie ausgezeichnet getarnt. *Marasmarcha lunaedactyla* dürfte in *Ononis spinosa* einen so ausgezeichneten Schutz auch gegenüber Vögeln genießen, daß es dort ruhig verweilen könnte. Unerklärlich ist daher ihre auffällige Leichtflüchtigkeit. Tarntracht und Verhalten korrespondieren hier anscheinend nicht.

Pterophorinae mit starren Vorderflügeln. Die Flügel der Pterophorinae sind gleichförmiger und in der Regel heller gefärbt. Ihre Zeichnung wirkt meist nicht scharf optisch zergliedernd. Einige Arten besitzen jedoch abwechselnd helle und dunkle Fransenscheitel an den Hinterrändern der Vorderflügel-Federn (*A. elaeopa* Meyr. besitzt als Ausnahme hier sogar dunkle Randschuppen). Solche hellen Arten mit Fransenscheiden ruhen tagsüber an der mehr oder weniger filzigen Blattunterseite ihrer Wirtspflanzen (s. Tabelle 3). Sie sitzen bei Tag in der Regel unerschütterlich fest. Leichter aufzustöbern sind die einfarbig hellen *Alucita*-Arten (Abb. 5f und h): *A. pentadactyla* ruht in meist üppigen und schattigen Pflanzendickichten, wo ihre Wirtspflanze *Convolvulus sepium* gedeiht. Dort sitzen die Falter oft an der Unterseite von Blättern. Die schneeweißen Flügel reflektieren das Grün der schattigen Umgebung und wirken so durchaus tarnend. Die Falter lassen sich oft beim Aufstöbern von den relativ

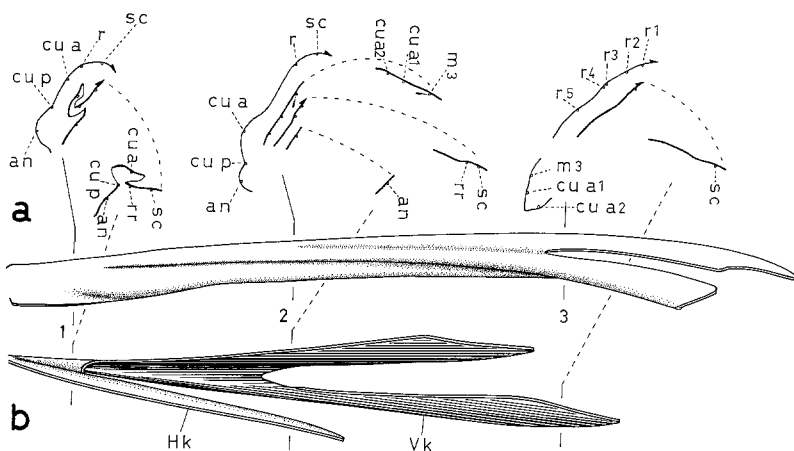


Abb. 6a u. b. Flügelfaltung der Platyptilinae. *Stenoptilia pterodactyla*. a Vorderflügel von der Hinterkante aus gesehen mit Querschnitten 1—3. b Hinterflügel, aus dem gefalteten Vorderflügel herausgenommen, halb entfaltet, ebenfalls Ansicht von der Hinterkante. *Hk* Hinterkante, *Vk* Vorderkante

glatten Blattunterseiten abschlagen. Sie setzen sich nach kurzer Flucht, gelegentlich frei sichtbar, nieder. Die Deutung ihrer weißen Gestalt als Tarntracht erscheint dann sehr fragwürdig.

Völlig aus dem Rahmen dieser Gruppe fällt die Tracht von *Pselnophorus brachydactylus* mit grauschwarzer Grundfärbung, weißer Fleckzeichnung und Fransenwischen an den Vorder- und allen (!) Hinterflügel-Federn. Diese Art ließ sich nie am hellen Tage aufstöbern. Die Falter saßen selten an ihren Wirtspflanzen (s. Tabelle 3), sondern an niedrig hängenden Ästen von Fichten, die stets in ihrem feuchten Waldbiotop vorkommen. Da ihre Flügelunterseite beim Ruhen nur teilweise von Nadeln verdeckt ist, wird verständlich, warum alle Hinterflügel-Federn Sichtzeichnung in den Fransen zeigen.

Die *Platyptilinae* mit faltbaren Vorderflügeln beschränken sich auf die Gattung *Stenoptilia* (Abb. 5c). Die Arten dieser Gattung besitzen eine meist graubraune, leicht melierte Grundfärbung mit dunklen Punkten. Die Tracht wirkt ähnlich wie die der Agdistinae (Abb. 5a). Diese Flügelmusterung ist zurückführbar auf die der nahe verwandten *Platyptilia*, ist jedoch meist viel kontrastärmer und verwaschener. Es gibt einige *Stenoptilia*-Arten, die in ihrer Zeichnung den *Platyptilia* zum Verwechseln ähnlich sehen (Meyrick, 1910; inkl. *Amblyptilia*, die er nicht als separate Gattung führt). Die meisten leben in offenen Biotopen, wie Hochgebirgsrasen, Mooren, Kulturflächen wie Wiesen und Unkrautacker. Auch im Ruheverhalten ähneln die meisten Arten den *Agdistis*,

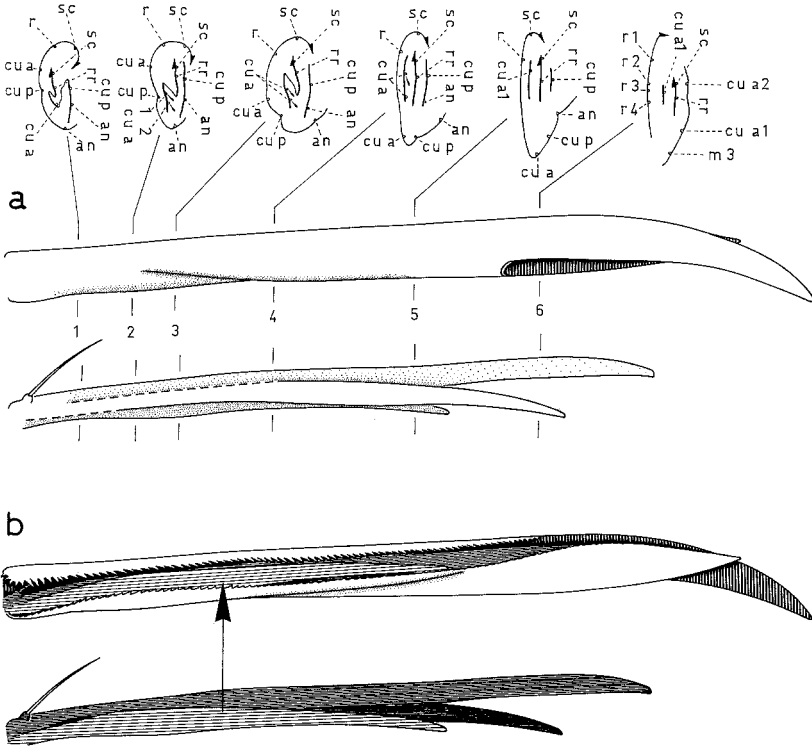


Abb. 7a u. b. Flügelhaltung der Pterophorinae. *Pterophorus monodactylus*. a Vorder- und Hinterflügel, Hinterflügel aus Vorderflügel herausgenommen — in den Querschnitten 1—6 normale Lage des Hinterflügels im Vorderflügel. b Wie a, jedoch Ansicht von unten

d.h. sie ruhen tagsüber unerschütterlich fest. Vier Arten ließen sich jedoch häufiger auch am Tage aufstöbern: *St. zophodactyla* auf Unkrautflächen, *St. coprodactyla* und *bipunctidactyla* auf Wiesen und *St. pterodactyla* an Waldändern und auf Schonungen. Sie traten dann stets in größerer Zahl auf.

Die Pterophorinae mit faltbaren Vorderflügeln besitzen, wie die zuletzt beschriebene Gattung, relativ zeichnungsarme Tarnfärbung. Die Faltung ist in allen Gattungen einheitlich (Abb. 7) [*Pterophorus* (Abb. 5e), *Oedaematophorus*, *Leioptilus* und *Adaina*]. Die Grundfärbung der *Leioptilus*-Arten ist meist weißlich oder gelblich, selten grau, jedenfalls hell mit kleinen einzelnen dunklen Punkten. Alle Arten sitzen in meist offenen, wenig Deckung bietenden Biotopen tagsüber erschütterungsfest bis auf *L. carphodactylus* auf Wiesen und *L. osteodactylus* in Schonungen, die einige Male bei häufigem Auftreten sich leicht aufstöbern ließen.

A. microdactyla, die in *Eupatorium cannabinum*-Beständen äußerst gute Deckung genießt, konnte durch gezielte Erschütterungen nie aufgescheucht werden. Entsprechendes gilt für die *Oedaematophorus*-Arten mit ebenfalls nur wenig differenzierter Zeichnung auf ockerfarbenem bis graubraunem Grund. Diese relativ großen Arten leben auf schütter bewachsenen Gebirgsflächen. *Pterophorus monodactylus*, stark variierend von bleich ockerfarben bis schwarz-braun und kaum gezeichnet, lebt an Ackerwinde und entsprechend in meist künstlichen, offenen Biotopen. Es sitzt unerschütterlich fest. Häufig tritt diese Art bei uns zusammen mit *Alucita pentadactyla* auf, weil beide Arten auf die jeweils andere Windenart überwechseln können. Dies ist jedoch sicher eine Folge der anthropogenen Landschaftsveränderungen. Optimal angepaßt sind beide Arten deutlich an unterschiedliche Lebensräume.

Aufgrund der in den Tabellen 1—3 zusammengefaßten Befunde, die oben in Beispielen dargestellt wurden, läßt sich folgendes zum Vorkommen und zum Ruhe- und Feindschutzverhalten der Federflügler sagen: Vertreter aus Gattungen mit faltbaren Vorderflügeln finden sich mehr in offenen Biotopen mit schütterer Vegetation, solche mit nicht faltbaren Vorderflügeln sind besonders verbreitet in Biotopen mit dichter Vegetation. Das Blattwerk in ihrer Umgebung ist überwiegend flächig. Vielfach bieten schon ihre eigenen Wirtspflanzen gute Deckung. Die Wirkung der Verbergetrachten der Federflügler beruht neben der Verminderung der sichtbaren Flügelfläche auf ihrer farblichen Anpassung an die Umgebung — sie erscheinen wie getrocknete Pflanzenreste. Bei den Gruppen ohne Vorderflügelfaltung sind die in der Ruhe sichtbaren Flügel- und Körperoberflächen durch abwechselnd helle und dunklere Musterung besonders ausgeprägt optisch zergliedert. Nur bei diesen Arten kann sich die Sichtzeichnung bis in den Fransensaum erstrecken.

Durch anthropogene Umweltveränderungen leben ehemalige Steppenbewohner mit faltbaren Vorderflügeln heute auch in dichter Vegetation: Unkrautäcker, Brachflächen, Wiesen und Schonungen. Das Phänomen des heute nicht mehr „richtig“ Eingepaßt-Seins trifft für eine ganze Reihe der untersuchten Arten zu.

Eine Fluchtreaktion auf Erschütterungsreize hin unterbleibt tagsüber in den meisten Fällen, unabhängig von der Vorderflügel-Faltbarkeit. (Die Federflügler sitzen jedoch nicht so fest wie die *Agdistis*.) Unvermittelte Berührungsreize dagegen bewirken in der Regel eine Flucht.

Einige Beobachtungen widersprechen jedoch anscheinend diesem typischen Verhaltensschema. So erfolgt die Antwort auf Erschütterungsreize je nach Biotop unterschiedlich: Arten, die sich in natürlichen Biotopen heimlich verhalten, sind in anthropogenen Biotopen oft leichtflüchtig. Bei hoher Besiedlungsdichte erscheint die Fluchtbereitschaft

verstärkt. Das mag darauf beruhen, daß die Zahl der abweichend vom Normalverhalten leichtflüchtigen Individuen entsprechend vermehrt ist, oder daß die Tiere durch die unmittelbare Nachbarschaft ihrer Artgenossen (Stimulation durch Duft) tagsüber sich in erhöhter Erregung befinden. Starke Bewölkung bei hoher Temperatur, besonders bei nahenden Gewittern, verlegt das abendliche Schwärmen vor und verstärkt allgemein die Flugaktivität und damit die Fluchtbereitschaft.

III. Federbildung und Faltungsmodi der Flügel — im Vergleich mit den Rollflügel der Agdistinae

Alle Vertreter der Platyptilinae und Pterophorinae besitzen Hinterflügel aus drei Federn, die in der Ruhe längs gefaltet werden. Fast alle von ihnen tragen Vorderflügel mit zwei Federn (Ausnahmen s. S. 135 und Abb. 5g), die jedoch nur in wenigen Gattungen gefaltet werden (s. Tabellen 1—3). Die *Platyptilinae* stimmen mit den Agdistinae darin überein, daß sie im Vorderflügel eine in der Regel 5ästige r besitzen, in der Mittelfeder bzw. im mittleren Teil des Hinterflügels einen dreiästigen cu a1-, cu a2-, m3-Stamm (Abb. 8). Cup ist identisch mit der hintersten Hinterflügelfalte. In der 3. Feder bzw. dem Analteil verläuft also nur eine Ader, die Analis.

Die *Pterophorinae* weisen im Vorderflügel in der Regel nur eine 4ästige r auf. In der mittleren Hinterflügelfeder ist der cua-Stamm nur 2ästig (m3 mit cu a1 verschmolzen oder reduziert). Dagegen verlaufen in der 3. Feder zwei Adern, cup und an. Die Analfalte verläuft parallel vor der Ader cup (Abb. 9b). Zahl und Lage der Pterophorinen-Flügeladern lassen sich *nicht* auf das Agdistinen-Geäder zurückführen; vielmehr stimmt es mit dem Geäder der Gattung *Ochyrotica* überein (Abb. 9a), die wegen ihrer Spreitenflügligkeit früher zu den Agdistinae gestellt wurde. Diese Zuordnung habe ich jedoch schon aufgrund von Larvenmerkmalen angezweifelt und diese Gattung als Vertreter einer vierten selbständigen Unterfamilie der Pterophoridae und als Schwestergruppe der Pterophorinae betrachtet (Wasserthal, 1970). Auch aufgrund der Flügelmerkmale kann die Gattung *Ochyrotica* also weder als ursprüngliche Form der Agdistinae, noch als von diesen abgeleitete Form angesehen werden: Dort nämlich, wo *Agdistis* vollständigeres Geäder hat (r 1—5 im Vorderflügel, m3 im Hinterflügel), hat *Ochyrotica* reduziertes (im Vorderflügel fehlt r 1, im Hinterflügel fehlt m3), und dort, wo *Agdistis* reduziertes Geäder zeigt (cup reduziert durch Falte), hat *Ochyrotica* vollständiges (cup zusätzlich neben Analfalte). Da die Spreitenflügligkeit der Ochyroticinae jedoch sicher genau wie bei den Agdistinae im Verhältnis zu den Federflügeln ursprünglich ist, muß eine Parallelentwicklung der Federflügligkeit stattgefunden haben.

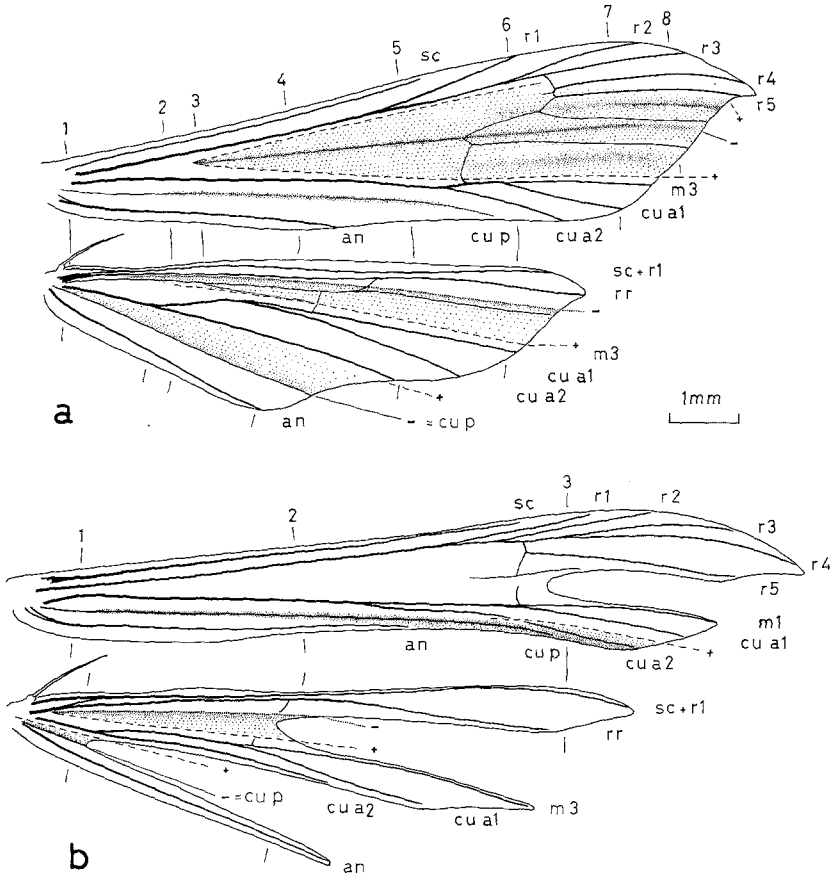


Abb. 8a u. b. Vergleich von Flügelgeäder und Lage der Falten der Agdistinae mit den Platyptilinae. a *Agdistis adactyla*, Flügel-Oberseite. - - - + nach oben konvexe Falte, - von oben konkave Falte

Ein genauer Vergleich der Lage der Falten in Bezug zu den Adern zeigt, daß bei beiden Federflügler-Unterfamilien die Fläche einschließlich der Adern distal dort mehr oder weniger reduziert ist, wo bei den Spreitenflüglern die Zonen besonders starker und komplizierter Faltung liegen, die auch hier schon einen leichten Aderschwund erkennen lassen (Abb. 8 und 9). Dies gilt ohne Einschränkung für die Hinterflügel. Auf den Querschnitten (Abb. 10 und 11) sind diese Zonen mit heller bzw. gestrichelter Linie dargestellt. Leider stand mir nur ein präpariertes Exemplar der außereuropäischen Gattung *Ochyrotica* zur Verfügung. Es ließ sich daran nicht genau klären, ob und in welcher Weise hier die

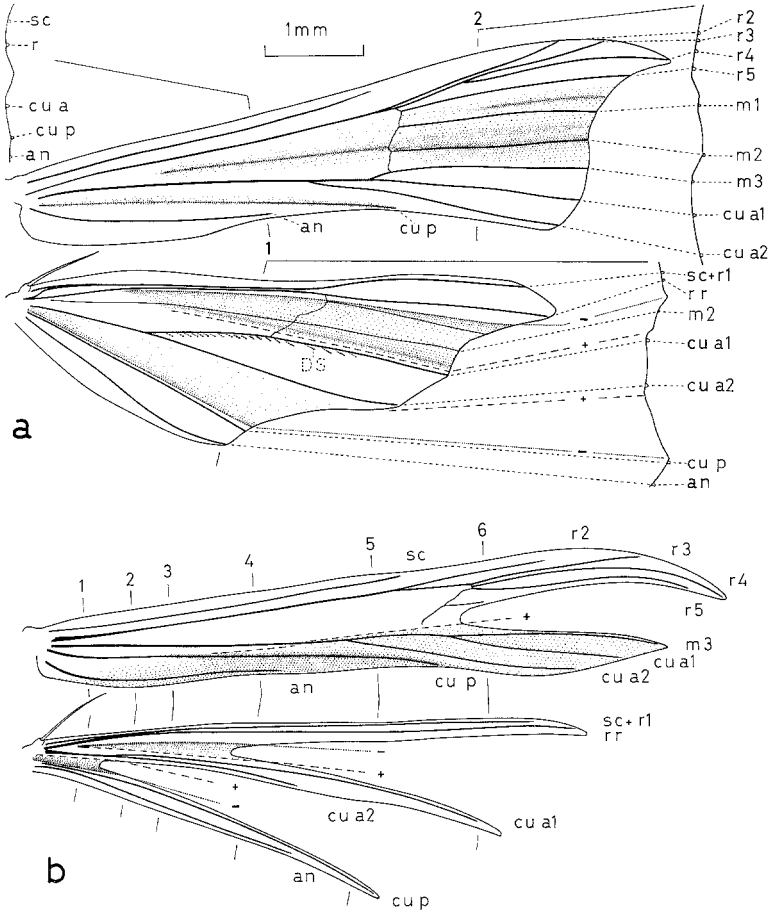


Abb. 9a u. b. Vergleich von Flügelgeäder und Lage der Falten der Ochryoticiinae mit den Pterophorinae. a *Ochryotica concursa*, Flügel-Oberseite, b *Pterophorus monodactylus*, Flügel-Oberseite. Bezeichnungen wie in Abb. 8

Vorderflügel gefaltet werden. Der Vorderflügel in Abb. 9a gibt die in feuchter Atmosphäre durch Eigenelastizität des Flügels entstandenen Falten wieder, die erfahrungsgemäß weitgehend der Lage und Ausrichtung der Falten am lebenden Flügel entsprechen. Da die gesamte Vorderflügel-Oberseite sowohl bei *O. concursa* (Abb. 1d) wie besonders deutlich bei *O. connexiva* (Meyrick, 1910, Fig. 17) Sichtzeichnung trägt, ist es unwahrscheinlich, daß ein größerer Vorderflügelbereich völlig unsichtbar und eng eingefaltet wird. Die Faltung des Hinterflügels erfolgt jedoch sicher in der in Abb. 10c dargestellten Weise. Genau wie

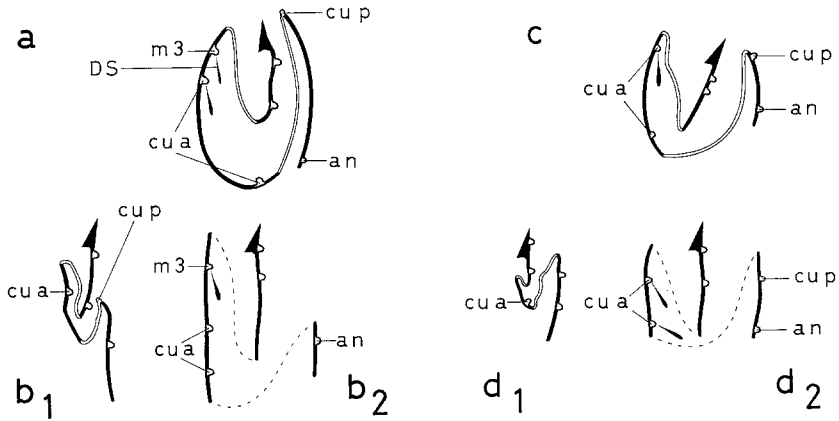


Abb. 10a—d. Ableitung der Federbildungen aus den Faltungen der Hinterflügel. Querschnitte in gleicher Ausrichtung, mit Lage der Duftschuppen. a *Agdistis*, Schnitt 4 aus Abb. 4. b *Stenoptilia*: b_1 Schnitt 1 aus Abb. 6, b_2 Schnitt 2 aus Abb. 6. c *Ochyrotica*: Schnitt 1 aus Abb. 9, jedoch in Ruhelage, nach Lage der Falten rekonstruiert. d *Pterophorus*: d_1 Schnitt 1 aus Abb. 7, d_2 Schnitt 5 aus Abb. 7.
DS Duftschuppe

die Agdistinae besitzt auch *O. concursa* auf dem Analbereich der Hinterflügel-Unterseite Sichtzeichnung, während der übrige Hinterflügel weitgehend atelisch gefärbt ist.

Wir können also sagen, daß die Faltung zweimal Voraussetzung für die Spaltbildung wenigstens der Hinterflügel war und die Lage der Spalten bestimmt hat. Die Hinterflügel-Federn der Spaltflügler werden noch in der ursprünglichen Manier gefaltet. Das ist besonders gut an der Flügelbasis erkennbar (Abb. 10).

Eine *Faltfähigkeit der Vorderflügel* ist innerhalb der Platyptilinae nur bei der Gattung *Stenoptilia* und innerhalb der Pterophorinae nur bei den miteinander verwandten Gattungen *Leioptilus*, *Adaina*, *Oedaematorphorus* und *Pterophorus* feststellbar (Tabellen 1—3). Ist nun auch die Vorderflügel-Faltung dieser Gattungen von der spreitenflügeligen Ahnform ererbt? Da bei *Stenoptilia* die Falte durch die hintere Vorderflügel-Feder längs ihres „Kieles“ (!) hinter der Ader *cu a1* — also hinter dem Spalt — verläuft, halte ich es für wenig wahrscheinlich.

Einen weiteren Anhaltspunkt für eine *sekundäre* Vorderflügel-Faltung liefert der Vergleich im Hinblick auf die Zeichnungsmuster. Einige *Stenoptilia* tragen eine für die Schwestergruppe *Platyptilia-Amblyptilia* mit ihren starren Vorderflügeln charakteristische zerschneidende Musterung (s. S. 144). Eine solche Musterung kann nur in Verbindung mit starren Vorderflügeln entstanden sein. Das legt nahe, daß die Vorderflügel-Faltung der *Stenoptilia* nicht von der spreitenflügeligen

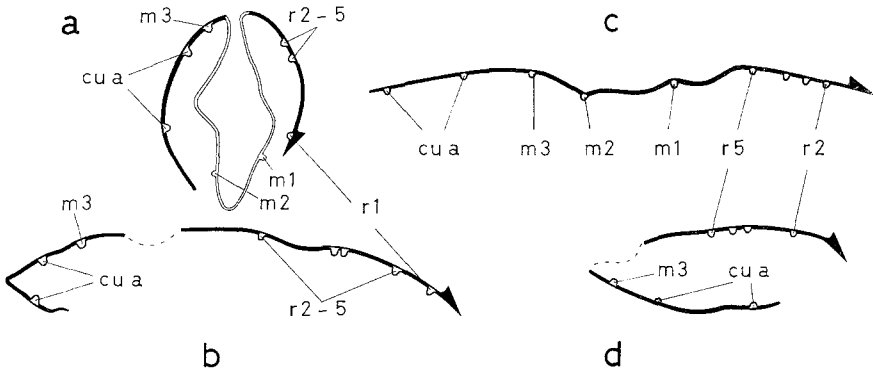


Abb. 11a u. b. Faltungen und Federbildungen der Vorderflügel. Querschnitte in gleicher Ausrichtung. a *Agdistis*, Schnitt 6 aus Abb. 4. b *Stenoptilia*, Schnitt 3 aus Abb. 6. c *Ochyrotica*, Schnitt 2 aus Abb. 9. d *Pterophorus*, Schnitt 6 aus Abb. 7

Ahnform übernommen ist. In Verbindung mit der faltbarkeit der Vorderflügel wurde diese Zeichnung bei den meisten *Stenoptilia* unauffälliger. Die sekundäre Vorderflügel-Faltbarkeit dieser Gattung dürfte als Folge der Neubesiedlung offener Biotope (s. Tabellen 1—3) zu werten sein.

Die Vorderflügel-Faltung der Pterophorinae harmoniert dagegen mit der Lage des Spaltes: Die Hinterfeder wird komplett unter die Vorderfeder geklappt; die Verlängerung der Knickkante verläuft also mitten durch den Spalt (Abb. 7a und b). Dies spricht für eine von der spreitenflügeligen Ahnform übernommene Faltung. Tutt (1906) vergleicht die Faltung von *Pterophorus monodactylus* mit der von *Agdistis* und vermutet „that the rolling may have produced weak lines in the folds, that may have given the first step towards division“. Da *Pterophorus* jedoch aus einer mit *Ochyrotica* (!) gemeinsamen Ahnform entstanden ist und wir nicht wissen, ob und wie die *Ochyroticinae* ihre Vorderflügel falten, können wir von dieser Pterophorinae-Schwestergruppe ausgehend keine zusätzlichen Rückschlüsse auf das phylogenetische Alter der Pterophorinae-Vorderflügel-Faltung ziehen.

D. Diskussion

Es ließ sich zeigen, daß die Hinterflügel-Faltung zweimal Grundlage zur Federbildung war. Die Vorderflügel-Faltung harmoniert nur bei den betreffenden Pterophorinae mit der Lage des Spaltes, nicht jedoch bei den *Stenoptilia*-Arten (Platyptilinae). Die Federflügel sind zusätzlich zur Spaltbildung gekennzeichnet durch die seitlich abstehende Ruhehaltung und die komplizierte Ineinander-Faltung. Diese Ruhehaltung wird aufgrund der Beobachtungen und entsprechend den Verhältnissen

bei den Agdistinae (s. S. 135) als *Schnellstart-Anpassung* gedeutet. Die Federbildung ist auf dieser Grundlage verständlich als Anpassung an einen reibungslos verlaufenden und dadurch beschleunigten Entfaltungsvorgang in Zusammenhang mit Materialersparnis (s. S. 148).

Eine Erklärung verlangt die unterschiedlich starke Faltung der Federflügel. Da sie bei Arten, die in offener Vegetation ruhen, stärker ausgeprägt ist, liegt die Annahme nahe, daß analog zu den Verhältnissen bei den Agdistinae die Sicht- und Angriffsfläche vermindert wird. In dichter Vegetation mit besserem Schutz besteht die Notwendigkeit, die Oberfläche zu verkleinern, nicht in dem Maße wie bei den Steppenbewohnern, deren Umgebungsstrukturen mehr linienförmig sind. Andere Selektionsfaktoren kommen zum Tragen. In üppiger Vegetation und feuchten Biotopen nimmt die Artenzahl auch an räuberischen Arthropoden zu und dementsprechend der von ihnen ausgehende Selektionsdruck. Hier sind kompliziert gefaltete Vorderflügel nicht nur überflüssig, sondern sogar schädlich. Starre, seitlich abstehende Vorderflügel sind dagegen sofort schlagbereit. Der Zeitgewinn für eine Flucht beträgt zwar sicher nur Sekundenbruchteile, die aber gegenüber schnell reagierenden Feinden Überlebensbedeutung haben können. Auf eine derartige verbesserte Anpassung an das Schnellstarten weist auch die Hab-Acht-Stellung der Hinterbeine hin, die nicht mehr nur ausnahmsweise (wie bei den Agdistinae), sondern in der Regel während der Ruhe frei abstehen. *Pterophorus monodactylus*, das seine Vorderflügel in der Ruhe klappt, hält diese jedoch oft ungefaltet, wenn es zuvor mehrfach aufgeschweicht wurde. Auch Janmouille (1939) beschreibt für diese Art, daß sie nur bei längerer Ruhe die Flügel ganz „rollt“. Der schwächste Faltungsgrad findet sich bei *Eucnaemidophorus rhododactylus* (s. S. 137). Daß die Faltung nirgends völlig aufgegeben wurde, hat sicher eine wesentliche Ursache in der *Lage der Duftschuppen*, die bei allen Arten in der Ruhe verdeckt werden, wodurch ein vorzeitiges Verströmen des Duftsekretes vermieden wird. Der schwache Hinterflügel-Faltungsgrad von *Eucnaemidophorus rhododactylus* ermöglicht gerade noch, daß die aufgereihten Keulenschuppen von der vorderen Feder verdeckt werden. Dadurch wird deutlich, daß die verwickelte Flügelrollung der Agdistinae nicht mit der Existenz der Duftschuppen allein erklärt werden kann. Da sich Flügel-Duftschuppen bei den Lepidopteren regelmäßig nur in Verbindung mit Cuticularfalten oder zwischen in der Ruhe aneinander liegenden Flügelflächen finden (Müller, 1877), ist wahrscheinlich, daß die Duftschuppen der Pterophoriden als Folge oder allenfalls gleichzeitig mit den Faltenflügeln der Pterophoriden-Ahnform funktioniert haben können, nicht jedoch selbst „Ursache“ für die Faltung waren.

Gibt es eine Korrelation zwischen Spalttiefe und Alter der Flügel-faltung? Die Hinterflügel zeigen sehr unterschiedliche, gruppentypische

Spalttiefe, da aber alle gefaltet werden, läßt sich diese Frage hier nicht klären. Innerhalb der Gattung *Alucita* (inkl. *Calyciphora*) mit ihren starren Vorderflügeln gibt es Vertreter mit unterschiedlich tiefer Spaltung und unterschiedlich stark reduziertem Geäder. Dies zeigt, daß sich unabhängig von der Faltung die „Federkiel“-Verschmälerung weiterentwickelt hat. Demgegenüber haben die mit *Alucita* nächsten Verwandten mit faltenden Vorderflügeln sogar weniger tiefe Vorderflügel-Spalten. Auch innerhalb der *Oxyptilus*-Gruppe erkennen wir einen entsprechenden Trend zu einer Federkiel-Verschmälerung, bei *Deutero copus* und *Heptaloba* sogar die Neuentstehung zusätzlicher Vorderflügel-Spalten ohne jede Spur der Faltung (Abb. 5). Es lassen sich also aus der Tiefe des Spaltes weder Rückschlüsse auf die Faltdauer noch auf das phylogenetische Alter der Spaltung ziehen. Die Annahme Tutts (1906), daß die größere Tiefe des hinteren Hinterflügel-Spaltes (im Verhältnis zum vorderen) dessen höherem Alter entspräche, läßt sich nicht belegen.

Die weitere Ausformung besonders der Vorderflügel-Federn dürfte also sicher zusätzlich anderen Selektionsfaktoren unterliegen als ursprünglich die Spaltenbildung der Hinterflügel. Durch die Fluganalyse an *Alucita*, *Platyptilia* und *Stenoptilia* (Norberg, 1972) ließen sich keine spezifischen flugmechanischen Eigenschaften des Pterophoridenfluges nachweisen, die ihn von dem der übrigen Lepidopteren grundsätzlich unterschiede. Dennoch ergaben vorläufige Gewichtsmessungen der Spreiten- und Fransflächen, daß ein Federflügel durch Material- und Gewichtsersparnis einem konventionellen Spreitenflügel überlegen sein muß: Bei gleichbleibender Gesamtfläche ist das Gewicht der von Frans gebildeten Fläche um mindestens(!) 30% geringer als entsprechende Flächen aus beschuppter Spreite. Bei den spreitenflügeligen *Agdists* beträgt der Flächenanteil der Frans im Vorderflügel nur 11%, im Hinterflügel etwa 26%. Da der Anteil an Fransfläche bei *Alucita pentadactyla* im Vorderflügel etwa 52%, im Hinterflügel etwa 70%, bei *Heptaloba* ca. 58 bzw. 85% ausmachen, kann man auf eine große Gewichtsreduktion des Gesamtflügels schließen. Das hätte zur Folge, daß sowohl Aufbau als auch Gebrauch der Federflügel energiesparend wären. Die Zwischenräume einer Fransfläche dieser Dimension dürften von der relativ dazu zähen Luft nicht mehr durchströmt werden, so daß eine Fransfläche einer Spreitenfläche, was den Luftwiderstand betrifft, bei diesen Größenverhältnissen gleich wirksam ist.

Hertel (1963) weist noch auf die Möglichkeit hin, daß die weitgehende „Auflösung der Fläche in bewegliche Franskörper“ die Reflektion von Sonar-Schallwellen sehr abschwächt. Der von Fledermäusen ausgehende Selektionsdruck dürfte jedoch insofern für Pterophoriden nur eine untergeordnete Rolle spielen, als sie normalerweise nur niedrig über dem Boden zwischen der Vegetation schwärmen. Ob sie wegen

ihrer geringen Größe als Fledermausbeute ausscheiden, wie Norberg annimmt, halte ich für unwahrscheinlich, da etwa gleich große Pyraliden im Gegensatz zu den Pterophoriden gut entwickelte Tympanalorgane besitzen, die sie als Fledermaus-gejagte Beute kennzeichnen.

Durch diese Untersuchung der Pterophoridenflügel kommen wir zu folgendem Denkmodell ihrer Entstehung: Förderte der Zwang zum Schnellstarten (Faktor 1) die abstehend seitliche Flügelhaltung, so bewirkten die Faktoren, die normalerweise diese Haltung unterbinden (Vogelfeinde, Wind, Niederschläge) (Faktoren 2), eine Verkleinerung der Angriffsfläche in Form einer Längsfaltung bzw. Rollung. Durch diese Längsfaltung entstand eine „Tasche“ als Voraussetzung für die Bildung freistehender Duftschuppen an der Hinterflügel-Unterseite. Der anhaltende Selektionsdruck der Faktoren 1 und 2 führte zur Spaltenbildung, die ein schnelleres Entfalten bei gleichzeitiger Materialersparnis ermöglichte. Durch Fortfall von Faktor 2 (in dichter Vegetation) konnte die Vorderflügel-Faltung wieder — zum Teil vorübergehend — aufgegeben werden. Die Hinterflügel-Faltung blieb bis auf die in einigen Fällen abstehende 3. Feder stets erhalten, weil die Existenz der Duftschuppen auf der 2. Feder einen Verdunstungsschutz durch die darunter liegende 1. Feder erzwang (Faktor 3). Durch die einmal erworbene Fähigkeit der Spaltenbildung waren die Flügel präadaptiert für das Wirksamwerden eines neuen Selektionsdruckes, der aus ihnen energetisch günstigere Flugorgane formte unter Vertiefung und Vermehrung der Spalten (Faktor 4). Die Entstehung der evolutiven Neuheit „Federflügel“ der Pterophoriden erfolgte nach diesem Modell nicht als direkte Reaktion auf einen Faktor — etwa Optimierung des Fluges —, sondern als Antwort auf verschiedene Anforderungen, die in gleitend ineinandergreifenden Anpassungsschritten beantwortet wurden und nur auf der Grundlage eines einmal eingeschlagenen Weges zu verstehen sind.

Danksagungen. Herrn P. E. S. Whalley vom British Museum London danke ich für die Bereitstellung von außereuropäischem Material. Ebenso gilt mein Dank den Herren Dr. M. I. Hakki und P. Kircher, Bochum, sowie Professor G. Wagenitz, Göttingen, für die Bestimmung einiger schwieriger Pflanzen und meiner Frau für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- Freiling, H. H.: Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von *Danais* und *Euploea*. Z. wiss. Zool. **92** 210—291, Taf. XII—XVII (1909)
- Hertel, H.: Struktur — Form — Bewegung, Bd. XI, 244 S. Mainz: Krauskopf 1963
- Janmouille, E.: A propos de la découverte d'*Agdistis benneti* Curtis au Zwyn. (Lepidoptera, Pterophoridae). Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Bruxelles **15**, 62, 1—4 (1939)

- Malcolm, W. M., Hanks, J. P.: Landing-site selection and searching behaviour in the micro-lepidopteron *Agonopteryx pulvipennella*. *Anim. Behav.* **21**, 45—48 (1973)
- Meyrick, E.: Lepidoptera, Heterocera (Pyrales), Fam. Pterophoridae. In: *Genera insectorum*, M. R. Wytzman, Ed., Vol. 100, p. 1—22, Brüssel (1910)
- Millière, P.: *Catalogue raisonné des Lépidoptères des Alpes-maritimes*. II *Naturalista Siziliano* **5**, 220—224 (1885—1886)
- Mitterberger, K.: Die Nahrungspflanzen der deutschen Federmotten-Raupen. *Arch. Naturgeschichte*, Berlin **78**, Abt. A, 116—125 (1911/12)
- Müller, F.: Über Haarpinsel, Filzflecke, und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* **XI**, 99—114 (1877)
- Norberg, R. A.: Flight characteristics of two plume moths, *Alucita pentadactyla* L. and *Orneodes hexadactyla* L. (Microlepidoptera). *Zoologica scripta* **1**, 241—246 (1972)
- Oudemans, J. Th.: Etude sur la position de repos chez les Lépidoptères. *Verhandelingen koninklijke Akademie van wetenschappen*, Sektion 2, Teil 10, S. 3—90, Amsterdam (1903)
- Rouast: *Catalogue des chenilles européennes*. *Annales de la Société Linéenne de Lyon* (n. s.) **30**, 149—152 (1885)
- Spuler, A.: *Die Schmetterlinge Europas*, Bd. 1—4. Stuttgart: E. Schweizerbart 1908—1910
- Tutt, J. W.: *A natural history of the British Alucitides*, Vol. 1, 558 p. London: Elliot Stock; Berlin: Friedländer 1906
- Wasserthal, L. T.: Generalisierende und metrische Analyse des primären Borstenmusters der Pterophoriden-Raupen (Lepidoptera). *Z. Morph. Tiere* **68**, 177—254 (1970)

Dr. L. T. Wasserthal
Lehrstuhl für spezielle Zoologie
der Ruhr-Universität
D-4630 Bochum-Querenburg
Postfach 2148
Bundesrepublik Deutschland